

パプア・ニューギニアの同時明滅するホタル *Pteroptyx effulgens* に対する人工光シグナルの影響

大場 信義*

Effect of artificial light signals on the synchronous flashing firefly,
Pteroptyx effulgens in Papua New Guinea

OHBA Nobuyoshi*

キーワード：ホタル, *Pteroptyx effulgens*, 同時明滅, 人工光, パプア・ニューギニア

Key words: firefly, *Pteroptyx effulgens*, synchronous flashing, artificial light signal, Papua New Guinea

パプア・ニューギニアのホタル *Pteroptyx effulgens* の集団同時明滅について独自に開発した発光パターン解析方法によって、本種の発光行動、発光パターンの制御機構やコミュニケーション・システムなどについて明らかにしてきた。しかし、本種の集団同時明滅のリズムは特定されたペースメーカーによって維持されているものか否かについては未だ十分な理解に至っていない。そこで、人工発光点滅装置を用いて、*P. effulgens* の雄に擬似させた人工的な点滅光 (AF) を任意に設定し、様々な AF を集団同時明滅する *P. effulgens* に向けて放ち、その反応を観察した。その結果、ペースメーカーの存在様式および *P. effulgens* の発光を促す発光シグナルの要因などについて野外と室内における実験から明らかにすることができた。*P. effulgens* の発光間隔や発光パターンは AF の発光間隔の変動に追従せず、一定条件下では常に一定で固有であった。しかし AF の発光間隔を *P. effulgens* に合わせた時に限り *P. effulgens* は AF に完全に追従した。AF の発光強度は *P. effulgens* に比較して著しく大きく、休まず持続するために、AF が常にペースメーカーになり得たと考えられる。AF の波形を矩形パルスとしたときには、*P. effulgens* は AF に、追従しなかった。従って、*P. effulgens* は主ピークに並ぶ小ピークを含めた微妙な発光パターンを識別していると推定され、きわめて感度の高い複眼を有していると考えられる。

Control mechanisms of the synchronously flashing Papua New Guinea firefly *Pteroptyx effulgens* were examined by analyzing flash patterns and by studying aspects of the communication system in this species. How synchrony is achieved and if a specific pacemaker is involved are questions still not resolved. I observed the response of male *P. effulgens* in relation to various artificial light signals and conclude from field and laboratory observations that there is a pacemaker amongst the population of *P. effulgens*. Neither flash interval nor flash pattern of *P. effulgens* followed any changes of the artificial flash (AF), and under constant condition the flashes and intervals became abnormal. However, *P. effulgens* did follow the AF when the flash intervals of the AF were matched to those of male *P. effulgens*. I believe that the AF can become a pacemaker when the light intensity of the AF is considerably greater than that of *P. effulgens*. When the shape of light waves of the AF was a rectangular pulse, *P. effulgens* did not follow the AF. Therefore, *P. effulgens* presumably identifies the flash pattern by a small peak that exists within the main peak, and for this purpose uses its compound eye that must possess extremely high absolute and temporal sensitivity.

はじめに

パプア・ニューギニアのホタル *Pteroptyx effulgens* は特定の木に数千、数万個体が集まり、一斉に周期を合わせて発光する（第1図）。この現象はいわゆる集団同時明滅と呼ばれ（羽根田, 1972； Ohba, 1984； 大場, 1986, 1988, 1996, 2001），その発光行動の意義、持続する仕組み、また同時明滅する機構についてはこれまで十分明らかにされていなかった。

これまでに筆者は、独自に開発した発光パターン解析方法（大場, 1985, 牧野ほか, 1994）により、本種の発光行動、発光パターンの制御機構やコミュニケーション・システムなどについてその全貌を明らかにしてきた（大場, 1999, 2004）。しかし、本種の集団同時明滅は特定されたペースメーカーによって維持されているものかについては未だ十分な理解に至っていない（Buck 1938; Hanson, Case, Buck and Buck 1971, Haneda, 1966; Buck, Buck, Honmson, and Case, 1981; Lloyd 1973）。そこで、今回は *P. effulgens* に酷似したパターンの人工点滅光の発光間隔などを任意に設定できる人工発光点滅装置を用いて、様々な発光間隔に設定して、人工点滅光を集団同時明滅する *P. effulgens* に放ち、その反応を観察した。その結果、ペースメーカーの存在の有無と *P. effulgens* の発光を促す発光シグナルなどについて野外と室内における実験から解析したので報告する。

本研究の一部は平成16年度科学研究費補助金（基盤研究B・2）によっている。

観察対象と方法

パプア・ニューギニアに広く分布するホタル *Pteroptyx effulgens* を観察対象とした。本種は体長約8mm、複眼は大きく触角は短く糸状。雄の翅端は内側に曲がり鉤状となっている。前胸は赤橙色～黄色、鞘翅は黒色である。年間を通して特定された木に数百、数千個体が集合して発光を一斉に揃えるいわゆる集団同時明滅する（第1図）。雄の発光間隔は約0.9秒であり、一方、雌は同調せず、また鞘翅先端は折れ曲がっていない。成虫の寿命は約1週間ほどであり、幼虫は陸で生活する。

発光パターンの観察・記録

発光パターンの記録解析はイメージ・インテンシファイア管を装着した小型VTRカメラで発光パターンを録画し、研究室でそれをモニター上に再生、発光シグナルを電気シグナルに変換するセンサーで感受し、増幅装置でシグナルを増幅した（大場, 1985）。その後、そのシグナルはAD変換ボードを介し発光パターン解析プログラ

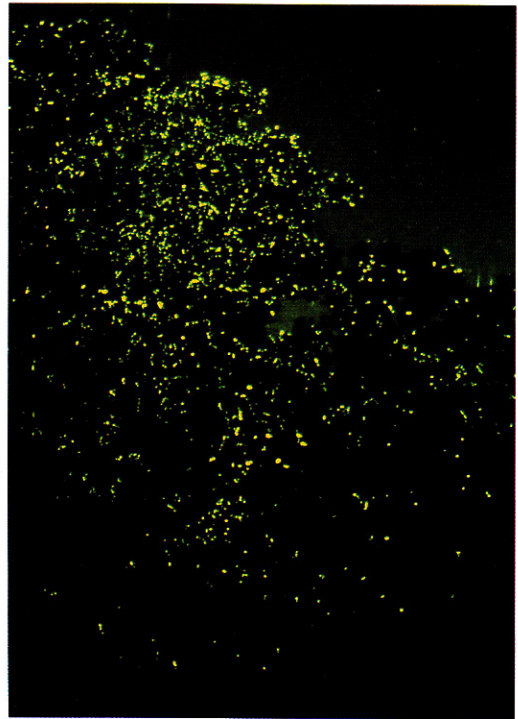
ム（牧野ほか, 1994）がインストールされているパーソナル・コンピュータに入力して波形や発光間隔を解析した。

人工発光点滅装置と発光パターン

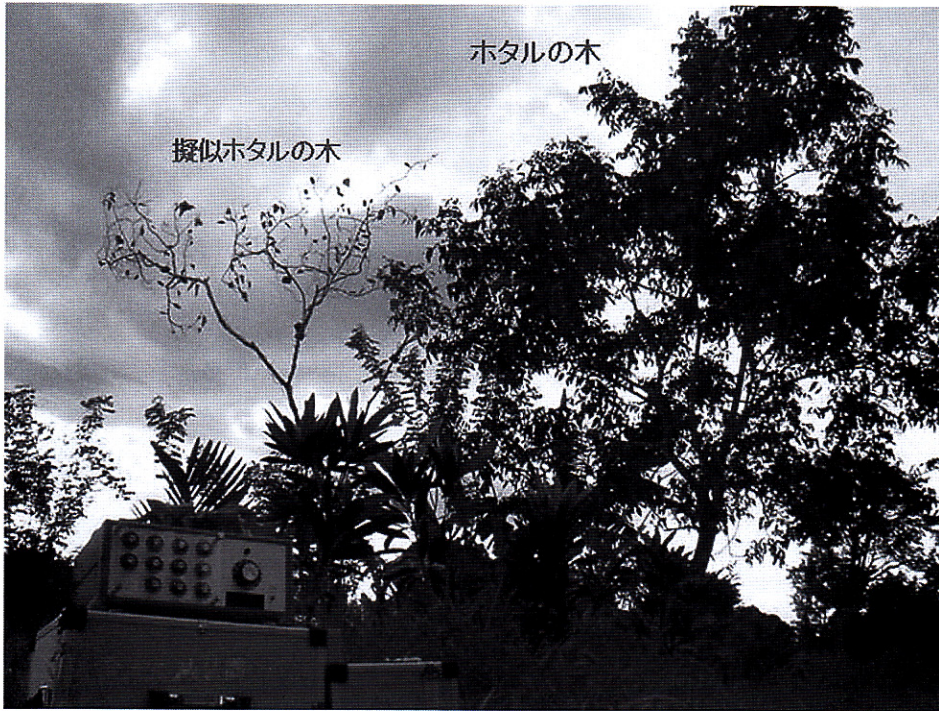
P. effulgens の発光パターンを忠実に再現可能な人工発光点滅装置（三双製作所特注品）（第2図）であり、*P. effulgens* の特徴を示す主ピークに続く小ピークを3個を作成できるほか、発光間隔を任意に設定可能としている。さらに小ピークの相対的大きさも任意に設定可能としている。発光の波形は *P. effulgens* に酷似させた上で、発光間隔のみを変化させて、*P. effulgens* の反応を観察記録した。*P. effulgens* と人工発光装置によって得た発光パターンを第3図に示す。

実験観察条件

2003年10月、パプア・ニューギニアでの *P. effulgens* 生息地において60個の発光ダイオードを人工発光点滅装置で点滅（AF）させ、ホタルの集団に対する反応を実験した。*P. effulgens* の大集団が形成されている1本の木（高さ約8m）と人工光（擬似ホタルの木）の距離は約5mであり、擬似ホタルの木の高さは約3mであった（第2図）。なお、擬似ホタルの木は枯木に人工葉と黄色

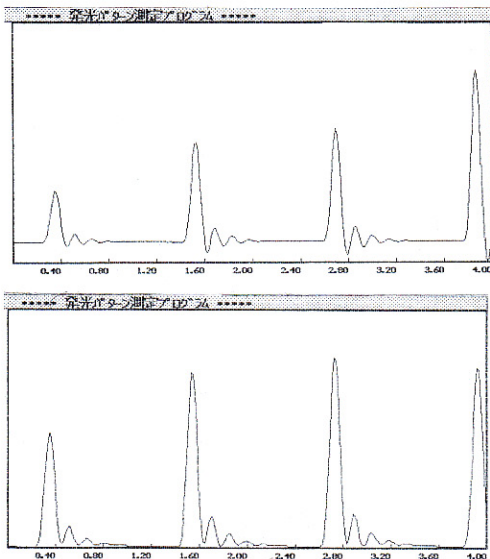


第1図 集団同時明滅するパプア・ニューギニアのホタル *Pteroptyx effulgens*。



第2図 人工擬似ホタルによる同調発光実験。

左：60個の人工擬似ホタル 右：*Pteroptyx effulgens*の集合する木 手前左：人工点滅装置。



第3図 上：*Pteroptyx effulgens*雄の発光パターン。

下：人工点滅装置で雄に擬似させた点滅光の発光パターン（4秒間記録）。

コンピュータ波形解析装置による。光センサーはCdSを使用した。横軸時間（秒）、縦軸は相対的な発光強度。

発光ダイオードを取り付けた（第4、5図）。

実験時刻は19：00～22：00であり、観察時の気温28℃であった。

室内実験では野外で採集した新鮮な*P. effulgens*20個体を透明ビニール袋（40×50 cm）に入れ、そこから約50 cm隔てて1個の黄色発光ダイオード点滅させ、ホタルの反応を観察した。人工点滅光（AF）の発光間隔を0.08秒から1.29秒まで変化させて、*P. effulgens*雄の反応を観察録画した。実験時の気温は26℃、23：00～1：00に観察した。

結果

人工発光シグナル（AF）の発光間隔を様々に変化させたときの発光パターンは第6図に示すとおりである。野外および室内で得られた結果を以下に記す。

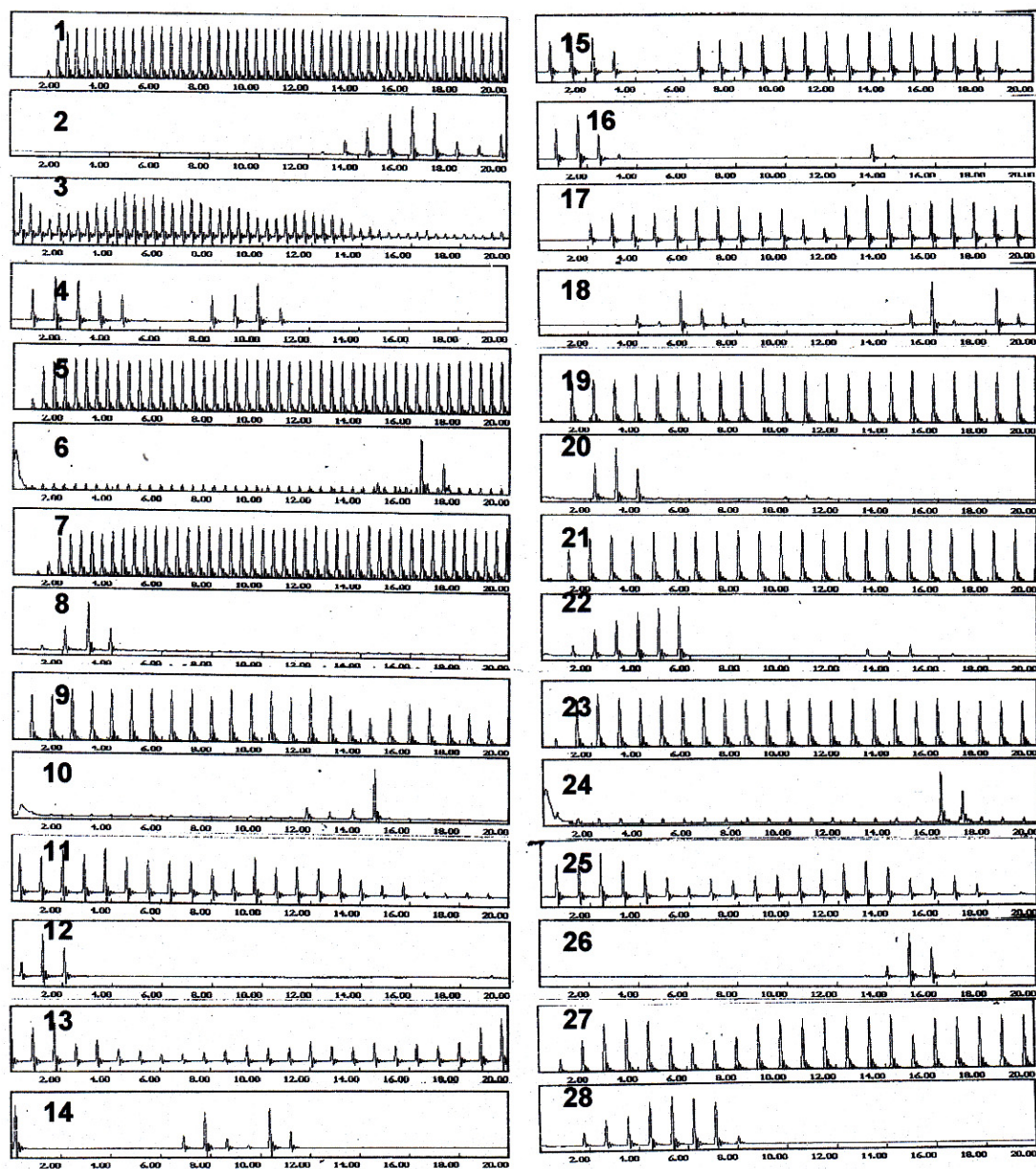
野外観察 *P. effulgens*の大集団が形成されている1本の木（高さ約8 m）から約5 m隔たった高さ約3 m位置に約60個のAFを点滅させたところ、AFの発光間隔が0.87秒となったときに*P. effulgens*は完全に同調し、AFが発せられると連鎖的にAFに近い個体から発光し、木全体に伝わって同調した（第7図）。しかし、AFの間隔を変化させると*P. effulgens*はAFに同調せずに、*P. effulgens*



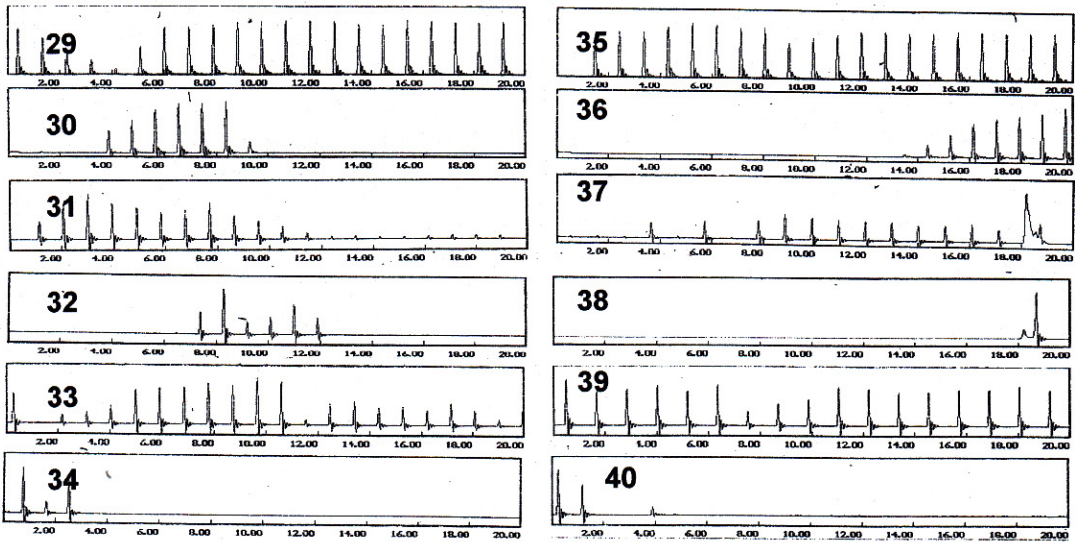
第4図 擬似ホタルの木の組立.



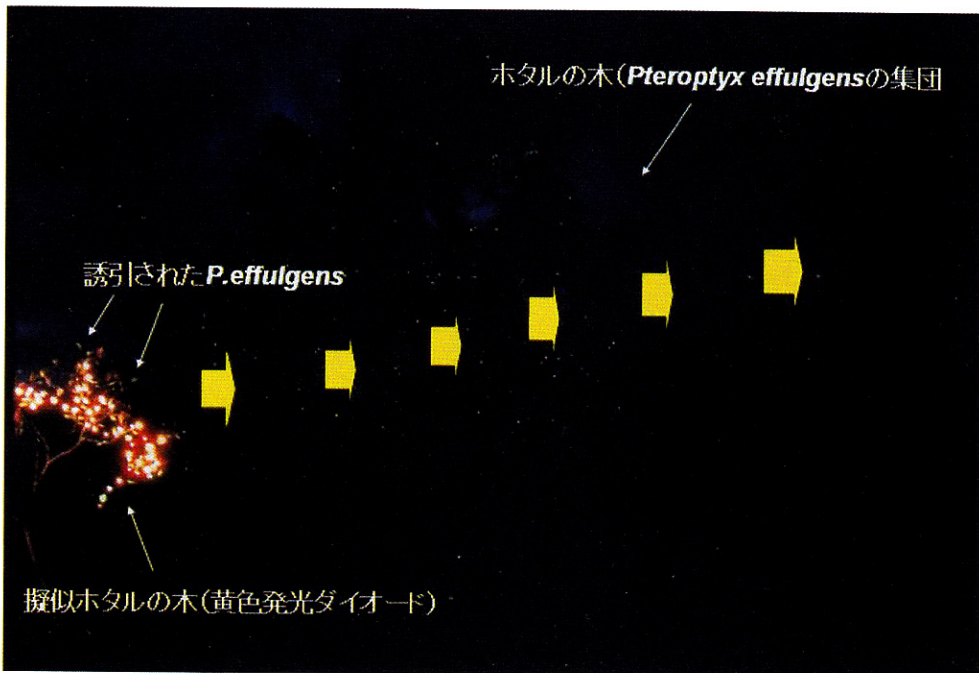
第5図 枯木に黄色発光ダイオードと人工葉を取付けている.



第6図 発光間隔を変化させた人工点滅光 (AF) に対する *P. effulgens* (♂) の反応発光状況. AF, ♂ともに20秒間記録. 横軸は時間 (秒), 縦軸は相対的発光強度. 1. AF 0.38秒 (発光間隔), 2. ♂の反応 (以下♂), 3. AF 0.38秒, 4. ♂, 5. AF 0.43秒, 6. ♂, 7. AF 0.43秒, 8. ♂, 9. AF 0.82秒, 10. ♂, 11. AF 0.84秒, 12. ♂, 13. 0.86秒, 14. ♂, 15. 0.85秒, 16. ♂, 17. AF 0.87秒, 18. ♂, 19. AF 0.87秒, 20. ♂, 21. AF 0.87秒, 22. ♂, 23. AF 0.89秒, 24. ♂, 25. AF 0.89秒, 26. ♂, 27. AF 0.89秒, 28. ♂.



第6図(続き) 29. AF 0.9秒, 30. ♂, 31. AF 0.93秒, 32. ♂, 33. AF 0.94秒, 34. ♂, 35. 0.89秒, 36. ♂, 37. ♂, 37.0.94秒, 38. 反応なし, 39. 1.17秒, 40. ♂.



第7図 発光ダイオードの点滅光に促されて同調発光する *Pteroptyx effulgens* の雄集団. 常に⇨方向に光シグナルが伝わる.

固有な発光間隔を維持したまま, 集団は独自に同調した。AFの主ピークに並ぶ小ピークを欠いた矩形波では *P. effulgens* の反応は見られなかった。この結果は以下の室内観察においても同様であった。

室内観察 *P. effulgens* の雄は透明ビニール袋に入れても同調した。その上でAFに対する *P. effulgens* の反応が頻繁に認められたのはAFの間隔が0.8～0.9秒であった。

AFの発光間隔が0.08秒の時には *P. effulgens* は発光せ

ずに反応が認められなかった。しかし、AFが0.38-0.4秒時には発光が誘発され、AFが0.6-0.79秒時には発光頻度が低下した。AFが0.93-1.29秒では発光が僅かに認められた。

AFの間隔が0.8-0.9秒の時に *P. effulgens* は0.83-0.91秒間隔で発光し、AFと発光周期がほぼ同調した。しかし、それ以外の間隔でAFを発しても *P. effulgens* の発光間隔は追従せずに、0.83-0.92秒(平均値0.89秒)のほぼ一定な発光間隔で発光した(第1表)。

第1表 人工点滅光に対する *P. effulgens* ♂の反応。
*** : 誘発発光が認められない。測定時間は20秒 測定時気温28℃。

観察番号	人工光 (AF)		測定数
	発光間隔 (秒)	ホタル♂ 発光間隔 (秒)	
1	0.08	***	***
2	0.19	***	***
3	0.34	***	***
4	0.38	***	***
5	0.38	0.9	7
6	0.38	0.9	4
7	0.43	0.91	2
8	0.43	***	***
9	0.43	0.9	1
10	0.43	0.92	3
11	0.44	***	***
12	0.46	***	***
13	0.48	***	***
14	0.49	0.9	4
15	0.62	***	***
16	0.72	***	***
17	0.76	***	***
18	0.79	***	***
19	0.8	0.89	2
20	0.82	0.9	3
21	0.84	0.85	2
22	0.85	0.83	3
23	0.85	0.86	5
24	0.86	0.84	3
25	0.87	0.85	5
26	0.87	0.91	3
27	0.87	0.87	5
28	0.87	0.9	4
29	0.89	0.9	4
30	0.89	0.89	6
31	0.89	***	***
32	0.89	0.94	4
33	0.9	0.9	6
34	0.93	***	***
35	0.93	***	***
36	0.94	0.89	2
37	0.94	***	***
38	0.94	0.88	7
39	0.94	***	***
40	1.04	***	***
41	1.05	***	***
42	1.17	0.91	1
43	1.28	0.88	4
44	1.29	***	***

考 察

AFが及ぼす *P. effulgens* の発光周期への影響

野外、室内観察実験結果ともに、*P. effulgens* はAFの発光間隔に自身の発光間隔を追従させるということが認められない。しかし、AFの発光間隔と発光パターンが *P. effulgens* 固有な発光間隔(0.89秒)にほぼ重なったときにのみ *P. effulgens* はAFに同調し追従している。この事実は、*P. effulgens* の集団発光は周辺に分散して羽化した成虫を常に集合させるための固有な発光シグナルであり、このシグナルが攪乱されることは *P. effulgens* の集団を維持できなくなることに繋がる。

この *P. effulgens* はこうした問題を回避するために、外界からの何らかの光の影響を受けても一定の気象条件下では常に一定の間隔で発光パターンを維持できるように行動進化を遂げたと考えられる。即ち、外部からの光の影響による攪乱を回避するために、*P. effulgens* の発光以外には同調しないと考えられる。従ってAFの発光パターンを *P. effulgens* に合わせることによってのみ同時明滅が解発されたものと考えられる。

P. effulgens の発光を促す要因

P. effulgens がAFに発光を促される条件はAFの発光間隔が0.38~1.28秒のときである。しかし、*P. effulgens* の固有発光に比較すると明らかに発光間隔が短い0.38秒のAFに対しても固有発光は約0.9秒であり、一定している。0.38~0.43秒で誘発発光頻度が高くなる理由は現在のところ十分な理解に至っていないが、誘発発光頻度が最も高い0.89秒の1/2に相当する0.45秒前後であり、整数倍のAFに対して何らかの波長同期が生じて、反応が高くなる可能性が考えられる。今後、更にこの点について詳細な実験観察を行う予定である。なお、その他の発光間隔では発光が全く解発されないか、不規則となっている。

この発光制御には主ピークに並ぶ小ピークが関与していることが示唆される。即ち *P. effulgens* の発光を促すには小ピークが3個以上連なるAFでなければならない。矩形波では *P. effulgens* の同調発光を促すことはできない事実が以上のことを裏付けている。

従って、*P. effulgens* の発光パターンの識別能力は主ピークに並ぶこの微小なピークをも感知しており、これらのピークを自在に立ち上げて、発光のタイミングの制御を行っていると考えられ、これまで予想されていた以上に微細な発光パターンの感知能力が高いと考えられる。

*P. effulgens*の大集団の同調発光を司るペースメーカー

大集団が一斉に周期を合わせて発光するためには指揮者(ペースメーカー)が存在するののかということは大きな課題であったが、今回の結果から、明らかに存在することが判明した。即ちAFを*P. effulgens*の固有な発光周期と発光パターンに合わせることによって、完全に*P. effulgens*はAFに追従して同時明滅する事実がある。AFの発光強度は*P. effulgens*のどの個体よりもはるかに強いために、常にAFに追従した同時明滅となる(第7図)。即ち、ペースメーカーは発光強度が高いことが必要条件となる。しかし、*P. effulgens*の集団を支える木は*P. effulgens*の大きさに比較して、著しく大きいために、発光強度が高い個体が存在しても、距離が離ればその影響は低下する。

こうした背景から、木のなかで相対的に発光強度が高い*P. effulgens*が複数出現し、それらがまず同調し始め、次第にそれらが連鎖し全体が同調するといったことを繰り返していると考えられる。しかし、*P. effulgens*の寿命は短いために、ペースメーカーは常に交替し続けており、特定の個体がペースメーカーとなることはないと考えられる。

謝辞

本研究を行なうにあたり、以下の各位に協力いただいた。ここに記し深謝する。

NHKの広瀬道明氏、ドイツブレーメン国際大学のB. Meyer-Rochow博士。

引用文献

- Buck, J. M. 1938. Synchronous rhythmic flashing of fireflies. *Quart. Rev. Biol.*, **13**(3): 301-314.
- Buck, J., Buck, E., Hanson, F., and Case, J. F. 1981. Control of flashing in fireflies. *J. Comp. Physiol.*, **144**: 277-286.
- Hanson, F. E., Case, J. F., Buck, J. and Buck, E. 1971. Synchrony and Flash Entrainment in a New Guinea Firefly. *Science*, **174**: 161-164.
- Haneda Y. 1966. Synchronous flashing of fireflies in New Guinea. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (12): 1-8, pls. 2-3.
- 羽根田弥太 1972. 発光生物の話. 225 ページ. 図鑑の北隆館, 東京.
- Lloyd, J. E. 1973. Model for the mating protocol of synchronously flashing fireflies. *Nature*, **245** (5423): 268-270.
- 牧野 徹・鈴木浩文・大場信義 1994. パーソナルコンピュータによるホタル発光パターン解析. 横須賀市自然博物館研究報告, (42) : 27-57.
- Ohba N. 1984. Synchronous flashing in the Japanese firefly, *Luciola cruciata* (Coleoptera:Lampyridae). *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (32): 23-33, pl.8.
- 大場信義 1985. 発光シグナルの記録とその解析法. 植物防疫, **39**(9): 46-51.
- 大場信義 1986. ホタルのコミュニケーション. 文部省・特定研究<生物の適応戦略と社会構造>総括班研究報告書 7 : 1-241.
- 大場信義 1988. ゲンジボタル. 198 ページ, 文一総合出版.
- 大場信義 1996. ホタルの木. ニュートン **16**(7): 90-95, 教育社.
- 大場信義 1999. パプア・ニューギニアのホタル *Pteroptyx effulgens* の集団同時明滅. 横須賀市博物館研究報告(自然), (46): 33-40.
- 大場信義 2001. ゲンジボタルの形態と発光パターンの地理的変異. 横須賀市博物館研究報告(自然), (48): 45-89.
- 大場信義 2004. ホタル点滅の不思議—地球の奇跡. 横須賀市博物館特別展示解説書(7) : 191 ページ.